

IMPLICACIONES DE LA VARIABILIDAD ESTRUCTURAL DE FRAGMENTOS DE BOSQUE ANDINO SOBRE EL ENSAMBLAJE DE ANUROS

Andrés Gómez Figueroa

*Grupo de investigación en Ecología Animal Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: andres.gomez.figueroa@correounivalle.edu.co*

Wilmar Bolívar García, Ph.D

*Grupo de investigación en Ecología Animal Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: wilmar.bolivar@correounivalle.edu.co*

Oscar Enrique Murillo García, Ph.D.

*Grupo de investigación en Ecología Animal Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: oscar.murillo@correounivalle.edu.co*

RESUMEN

La pérdida y degradación de los sistemas naturales, amenazas para las poblaciones de anfibios, generan hábitats de bosque cada vez más pequeños y aislados. En este estudio se evaluó el efecto del área, la forma y el grado de conectividad de fragmentos de bosque andino sobre la diversidad (riqueza y abundancia) de anuros. Para lo cual se realizó la caracterización estructural (en términos de la cobertura vegetal) y climática (temperatura, humedad e intensidad lumínica) de cada fragmento, y se determinaron las métricas de conectividad y forma de éstos. Se registraron 716 individuos agrupados en 16 especies. Los fragmentos con mayor área, forma más irregular y más conectados registraron una mayor riqueza de especies. Aunque el fragmento con menor proporción de área y una forma más compacta registró ocho especies, tres de estas fueron exclusivas. Por otra parte, la abundancia de especies no se relacionó linealmente con el tamaño y la forma de los fragmentos. Las variaciones en la composición del ensamblaje de anuros, se asociaron a características estructurales como cobertura sotobosque, cobertura de árboles y temperatura. Por lo tanto el re-cambio de especies entre fragmentos de bosque, fue independiente de la distancia entre estos y fue influenciado por factores estructurales puntuales del hábitat y el rango de variabilidad estructural entre los fragmentos. La interacción de los cambios del ensamblaje con la variabilidad estructural y ambiental, permite considerar, varios parámetros de los fragmentos, más que el tamaño del área, como un solo elemento para la planificación de estrategias de conservación.

Palabras clave: cobertura vegetal, composición especies, conservación anfibios, variables ambientales.

ABSTRACT

The loss and degradation of natural systems, cause increasingly more small and isolated fragments of forest that threaten amphibian populations. These research evaluated the effect of area, shape and degree of connectivity of the Andean forest fragments on diversity of anurans (richness and abundance). The structural (vegetation cover), climatic characterization (temperature, humidity and luminous intensity), connectivity and shape metrics were measured in each fragment. A total of 716 individuals grouped in 16 species were registered. The fragments with larger area, more irregular shape, and more connected registered a greater species richness. Nevertheless the smaller and more compact fragment registered eight species, three of these were exclusive. The abundance of species was not linearly related to the size and shape of the fragments. Variations in the composition of the anuran assemblage were associated with structural characteristics such as understory vegetation cover, woody vegetation cover and temperature. The re-change of species between forest fragments was independent of the distance between them and was influenced by specific structural factors of the habitat and the range of structural variability between the fragments. The changes in the assemblage and its interaction with the structural and environmental variability allows to consider several parameters of the fragments, rather than the size of the area, as a single element for the planning of conservation strategies.

Key words: amphibians conservation, cover vegetation, environmental variables, species composition.

INTRODUCCIÓN

La composición de las comunidades biológicas, está modulada por el grado de variabilidad estructural del hábitat a diferentes escalas, una región es un área heterogénea, compuesta por diversas unidades de paisaje (por ejemplo, fragmentos de bosque) (Laurence *et al.* 2002), en las cuales los patrones de distribución, abundancia y riqueza de especies están regulados por las variaciones en los patrones estructurales y el grado de conectividad. En regiones con pérdida de conectividad estructural por procesos de fragmentación, se generan gradientes en las condiciones abióticas (entre los fragmentos de bosque y la matriz circundante) que pueden determinar las variaciones en la composición, abundancia y distribución de las especies (Glor *et al.* 2001, Ewers & Didham 2006, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2015, Scheinader *et al.* 2016). La respuesta de las especies a la fragmentación depende de la escala espacial (paisaje o fragmento) de dicha transformación y se relaciona con factores de historia natural, capacidad de movilidad, requerimientos específicos o resiliencia de las especies (Taylor 1993, Laurence *et al.* 2002, Kattan & Murcia 2003, Safner *et al.* 2011).

En los anfibios, se considera que la estructura de los fragmentos representa un efecto relevante para su dinámica poblacional. Debido a las características de su fisiología y características de historia natural (por ejemplo: alta filopatría, piel permeable y ciclos de vida bifásicos entre el agua y la tierra), son un grupo sensible a pequeños cambios en el medio que puedan afectar los requerimientos necesarios para su ciclo de vida (Wake 1991, Castro & Bolívar 2010). Esto sugiere que aspectos particulares del paisaje como las variaciones en temperatura, humedad relativa y tipo de estructura vegetal pueden ejercer un efecto sobre los tamaños, la dispersión y la integridad de sus poblaciones (Stuart *et al.* 2004, Cubides & Urbina-Cardona 2011). Adicionalmente, los cambios en la composición del ensamblaje en una unidad de paisaje, en ocasiones no se relacionan con el tamaño de los fragmentos, sino pequeños cambios en las condiciones estructurales del fragmento que pueden disminuir la probabilidad de persistencia de poblaciones aisladas; este efecto es mayor en especies raras, endémicas o que estén sometidas a eventos de fragmentación del hábitat (Duellman & Trueb 1994, Funk 2005, Richards-Zawacki 2009).

Investigaciones relacionadas con el efecto de la heterogeneidad y la estructura del paisaje en las dinámicas ecológicas de anfibios, evaluaron inicialmente el recambio de especies entre zonas con cambios drásticos en la estructura del hábitat como bosques y áreas intervenidas (Urbina-Cardona & Londoño-Murcia 2003, Herrera *et al.* 2004, García *et al.* 2007, Cáceres-

Andrade & Urbina-Cardona 2009, Urbina *et al.* 2009, Cubides & Urbina-Cardona 2011, Cortés-Gómez *et al.* 2013, Méndez & Bolívar 2016). Estos determinaron que los procesos de perturbación generan hábitats menos favorables para algunas especies de anuros y cómo las preferencias hacia determinados microhábitats, son moduladas por la variabilidad de factores tales como: temperatura, humedad, cobertura de estratos vegetales y el efecto borde. En este contexto, los tipos de cobertura que componen el paisaje, como el tamaño y la calidad de recursos que ofrecen, refleja la capacidad de uso, por parte de las especies de diferentes combinaciones de factores abióticos y bióticos en estas áreas (Schlaepfer & Gavin 2001, Cushman 2006, Urbina-Cardona *et al.* 2006).

La pérdida y degradación de los sistemas naturales, amenazas primarias para las poblaciones de anfibios (Stuart *et al.* 2004, Cushman 2006, Thompson *et al.* 2015), generan hábitats de bosque cada vez más pequeños y aislados. Varias investigaciones se han enfocado en la relación entre la variación de atributos del ensamblaje y las características de los fragmentos de bosque que componen una matriz de paisaje; sin embargo, los resultados no evidencian un patrón generalizado en la respuesta de los ensamblajes ante factores como el tamaño de los fragmentos de bosque. Los efectos pueden ser positivos, neutrales o negativos para las especies y se han asociado al tamaño y factores intrínsecos de fragmentos (Cabrera-Guzmán & Reynoso 2012). Por lo tanto es importante abordar preguntas relacionadas con la variación en la composición de anuros entre fragmentos de bosque a escala del paisaje; lo cual permitiría determinar cuáles factores estructurales están modulando las dinámicas de los ensamblajes.

Lo anterior cobra importancia en ecosistemas como los bosques andinos de Colombia, los cuales están siendo sometidos a procesos de perturbación que pueden generar homogeneización del hábitat y pérdida de la funcionalidad del ecosistema (Salgado & Tapia 2009). Actualmente se conservan solo pequeños fragmentos de bosque que se han convertido en el refugio de poblaciones naturales (Kattan & Naranjo 2008), lo que conlleva a un efecto más significativo de la matriz paisajística en la abundancia y distribución de las especies de anfibios, (Urbina-Cardona & Pérez-Torres 2002, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2015). Las especies distribuidas en estos ecosistemas presentan un mayor grado de adecuaciones y especializaciones; consecuencia de la heterogeneidad vegetal de la zona que genera condiciones ambientales idóneas que establecen nichos más específicos (Hutter *et al.* 2013, Méndez & Bolívar 2016). Adicionalmente en Colombia, de las 814 especies de anfibios reportadas cerca del

30 % se encuentran bajo alguna categoría de amenaza, la mayoría de ellas distribuidas en los ecosistemas andinos (Rueda-Almonacid *et al.* 2004, Angulo *et al.* 2006). En el presente estudio, se comparó la riqueza y abundancia de especies de anuros entre fragmentos de bosque con diferentes características (tamaño, estructura y grado de conectividad). Se espera que los cambios en la composición de especies sean influenciadas por el tamaño de los fragmentos, característica que puede determinar las diferencias estructurales y espaciales entre estos.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue realizado, en la parte alta de la cuenca del río Bitaco entre las veredas Chicoral y Zaragoza en el municipio de la Cumbre, Valle del Cauca ($4^{\circ}35'56''\text{N}$ $77^{\circ}04'51''\text{W}$ entre los 1700 y 2100 msnm), esta área se ubica en vertiente occidental de la Cordillera Occidental de los Andes y pertenece a la zona de vida de bosque tropical húmedo pre-montano (Holdridge), con una temperatura anual entre 14°C y 18°C y un régimen de lluvias bimodal de marzo a mayo y de octubre a noviembre con una precipitación media anual de 2000 mm.

Selección de fragmentos de bosque

Se seleccionaron cuatro fragmentos de bosque de diferente área nombrados de F1 a F4, en orden descendente de acuerdo a su tamaño; a partir de cartografía digital (Shapes de cobertura), adquiridos a través del Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca (CVC) y visitas previas a la zona de estudio; El fragmento uno (F1) se localizó en la Reserva Forestal Protectora de Bitaco con un área de 196 ha, presenta más del 80 % de la cobertura vegetal natural en las zonas altas y empinadas. Sin embargo, la mayor parte del área accesible (94,2 ha) se caracteriza por la vegetación secundaria, con mayor representatividad de las familias Rubiaceae, Lauraceae, Melastomataceae y Euphorbiaceae (Arana 2006, Escobar *et al.* 2010); Los fragmentos dos, tres y cuatro (F2-F4) con áreas de 85,9 ha, 18,9 ha y 12,1 ha respectivamente, abarcaron remanentes de bosques inmersos en una matriz productiva y se caracterizan por presentar un proceso de regeneración desde hace 40 años (Fig. 1).

Caracterización de fragmentos

Para determinar la estructura y cobertura vegetal representativa de cada fragmento, se realizaron cuatro parcelas de 50 m por 5 m, donde fue identificado cada tipo de cobertura vegetal. Se establecieron cuatro cate-

gorías de cobertura vegetal con modificaciones a las propuestas por Cubides & Urbina-Cardona 2011, de acuerdo al hábito de crecimiento; las cuales fueron: (I) suelo desnudo, (II) hojarasca, (III) sotobosque (hasta los 50 cm) y (IV) dosel (árboles y arbustos); el suelo desnudo fue definido como porcentaje del suelo sin ningún tipo de cobertura vegetal. La hojarasca fue tomada como el porcentaje de espacio cubierto por material vegetal en descomposición (troncos, hojas y ramas). El sotobosque se definió como plantas con crecimiento desde cero hasta un metro de altura y se dividió en dos categorías: (a) (%) herbáceas definidas como plantas con crecimientos no leñosos, tallos delgados y pocos robustos; (b) N° individuos de plantas con crecimientos leñosos, semileñosos, hemiepífitos y árboles en estadio juvenil. Para árboles y arbustos, se midió la altura y circunferencia a la altura de pecho (CAP) y se registró su frecuencia en número de individuos cada 10 m. La apertura del dosel se estableció mediante un densiómetro, cada 10 m a lo largo de cada parcela.

A partir de fotografías aéreas se realizaron polígonos del área de cada fragmento y se calculó el tamaño, índice de forma, índice de proximidad e índice de contigüidad de cada uno, usando el programa (Fragstats v4.2.1); para los parámetros ambientales, se utilizó una micro-estación meteorológica, la temperatura y humedad relativa se midieron cada hora durante el recorrido de cada uno de los trayectos; adicionalmente se instaló un Data-logger para la medición de estas variables durante el transcurso de la investigación. La incidencia lumínica se midió en diferentes puntos de cada parcela a las 08:00, 12:00 y 17:00 horas, respectivamente.

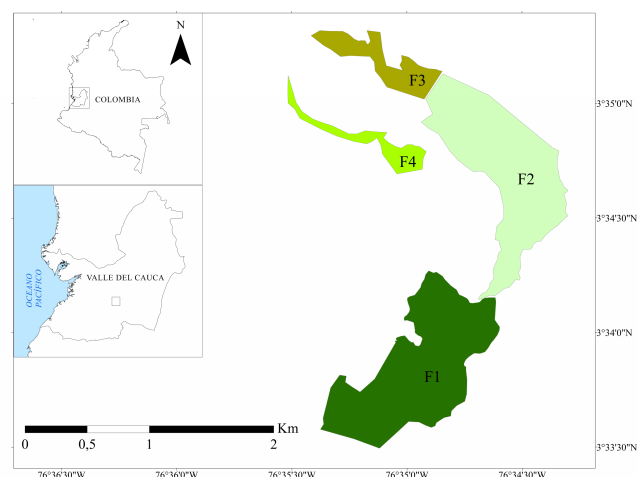


Figura 1. Ubicación, proximidad y forma de los cuatro fragmentos (F1-F4) de bosque andino evaluado en el área de estudio.

Riqueza y abundancia de Anuros

Se llevaron a cabo diez salidas de campo de cuatro días cada una, para un total de 40 eventos de muestreo entre octubre de 2015 a enero de 2016 y de mayo a octubre de 2016. Para evaluar la diversidad de especies, se utilizó la técnica de Relevamiento por Encuentro Visual (REV) (Crump & Scott 1994); los muestreos fueron realizados por dos personas, en dos jornadas entre 08:00 y 12:00 y entre las 18:00 y 23:00 horas; para un esfuerzo total de 712 horas/hombre.

Análisis de datos

Para estimar la riqueza esperada en el área de estudio y para determinar el porcentaje de especies representadas y la riqueza de especies para los cuatro fragmentos, durante los eventos de muestreo, se usaron indicadores no paramétricos de riqueza de especies (Bootstrap, Jack-1 y Chao 1-2) usando el Software EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013). Se comparó la riqueza entre fragmentos mediante las curvas de rarefacción, en función del número de trayectos e intervalos de confianza del 95 % por métodos de interpolación y extrapolación para el tamaño máximo y mínimo de trayectos ($n=10$ y $n=39$), bajo el supuesto de la existencia de diferencias significativas a nivel del 5 % entre las diversidades esperadas, si los intervalos de confianza del 95 % no se sobrelapan. Estos análisis se realizaron en el programa R 3.1.2 (Rstudio Team 2015) con el paquete iNEXT 2.0.12 (Hsieh *et al.* 2016).

Se utilizaron curvas de rango de abundancia, estandarizando el número de individuos por especie en cada fragmento por \log_{10} para comparar la estructura de los ensamblajes entre fragmentos. Para evaluar el cambio en la composición entre los fragmentos, se implementó el índice de complementariedad (Colwell & Coddington 1995, Pineda & Halffter 2004) que se expresa como:

$$C = \frac{Sa + Sb - 2Vab}{Sa + Sb - Vab} * 100$$

Donde a y b representan el número de especies de los sitios A-B respectivamente y Vab es el número de especies comunes a ambos sitios. La complementariedad (C) varía de 0 (composición idéntica) al 100 % (composición completamente distinta).

Se comparó la abundancia de especies para los cuatro fragmentos utilizando una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, para lo cual se utilizó un índice de abundancia: la relación entre la sumatoria de las frecuencias relativas y el número total de sitios donde se registró la especie.

El estado sucesional del bosque de cada fragmento se evaluó teniendo en cuenta la metodología de Rangel & Velásquez (1997), a partir de histogramas de frecuencias con las variables altura total y DAP, para el cálculo del número de clases y la amplitud de los intervalos. Las variables estructurales y ambientales de cada fragmento se calcularon como el promedio para cada factor en las parcelas, se evaluaron los patrones de variación y contribución de cada variable entre fragmentos a través de un análisis de componentes principales (PCA) y se evaluaron las correlaciones entre las variables estructurales a través de los coeficientes de correlación de Pearson; estos análisis se realizaron en el programa R 3.1.2 (Rstudio Team 2015) con los paquetes Vegan (Oksanen *et al.* 2011) y Factoextra (Kassambara & Mundt 2017). Para la relación entre patrones de diversidad y variabilidad estructural, se evaluó la relación entre los ejes del PCA con mayor porcentaje de varianza explicada y la riqueza y abundancia de especies del ensamblaje a través de un modelo lineal. El subconjunto de variables estructurales y ambientales, asociadas a los cambios en la abundancia y riqueza se determinó a partir de la contribución de cada variable a los factores de los ejes de ordenación del PCA, con mayor porcentaje de varianza explicada.

RESULTADOS

Diversidad del área

Se registraron 719 individuos, pertenecientes a 3 familias, 6 géneros y 16 especies; la familia Craugastoridae representó la mayor cantidad de especies (74,00 %), seguida de Centrolenidae (12,50 %) y Dendrobatiidae (6,25 %). *Pristimantis palmeri* presentó la mayor cantidad de capturas con 363 individuos que representó el 50,84 % de los registros, seguida de *Pristimantis orpacobates* con 132 individuos para un 18,49 %, *Hypodactylus mantipus* 9,24 % (66 ind.) y *Pristimantis calcaratus* 8,12 % (58 ind.). El índice de abundancia, presentó un patrón similar con mayor representatividad de *Pristimantis palmeri* (48,87; 37,97 %), *Pristimantis orpacobates* (21,30; 16,55 %) e *Hypodactylus mantipus* (11,30; 8,78 %) (Tabla 1).

Se estableció un alto grado de representatividad del muestreo (relación entre la riqueza observada y estimada para el área) entre el 88,16 % y 88,90 %. A partir del estimadores Jack-1 y Jack-2, las especies raras (Singletons y Doubletons), representaron el 12 % de las especies del área (Fig. 2).

Tabla 1. Composición de especies de Anuros registrada en los eventos de muestreo en cuatro fragmentos (F1–F4) de bosque andino en la Cordillera Occidental de Colombia. *NºI*: Número de individuos, *Fr*: Frecuencia relativa, *IA*: Índice de abundancia.

Especie	F1		F2		F3		F4		IA Área
	NºI	Fr.	NºI	Fr.	NºI	Fr.	NºI	Fr.	
<i>Centrolene savagei</i>	1	0,005	0	0,000	0	0,000	2	0,007	0,92
<i>Colostethus fraterdanieli</i>	0	0	0	0,000	0	0,000	9	0,064	6,429
<i>Hypodactylus mantipus</i>	34	0,158	28	0,159	4	0,022	0	0,000	11,303
<i>Nymphargus ignotus</i>	0	0	0	0,000	0	0,000	12	0,086	8,571
<i>Pristimantis juanchoi</i>	5	0,023	0	0,000	0	0,000	0	0,000	2,326
<i>Pristimantis thectopternus</i>	6	0,028	0	0,000	0	0,000	0	0,000	2,791
<i>Pristimantis brevifrons</i>	8	0,037	17	0,097	0	0,000	0	0,000	6,690
<i>Pristimantis calcaratus</i>	42	0,195	14	0,080	0	0,000	2	0,014	9,639
<i>Pristimantis erythropleura</i>	12	0,056	6	0,034	1	0,005	4	0,007	3,250
<i>Pristimantis gracilis</i>	2	0,009	0	0,000	0	0,000	0	0,000	0,930
<i>Pristimantis orpacobates</i>	9	0,05	15	0,085	14	0,077	94	0,671	21,875
<i>Pristimantis palmeri</i>	90	0,042	92	0,523	164	0,896	17	0,121	48,973
<i>Pristimantis permixtus</i>	1	0,005	3	0,017	0	0,000	0	0,000	1,550
<i>Pristimantis platytilus</i>	3	0,014	1	0,006	0	0,000	0	0,000	0,982
<i>Pristimantis aff. uranobates</i>	2	0,009	0	0,000	0	0,000	0	0,000	0,930
<i>Strabomantis ruizi</i>	0	0	0	0,000	0	0,000	4	0,029	2,857

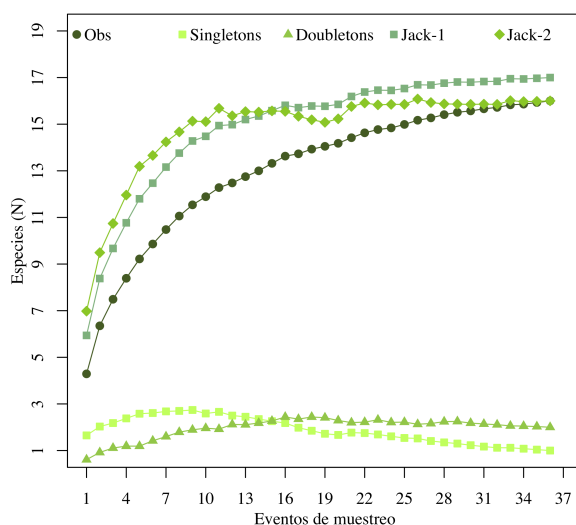


Figura 2. Curva de acumulación de especies para todos los fragmentos de bosque andino evaluados.

Variación estructural entre fragmentos

La distribución del número de individuos, clases de altura y diámetro para los árboles y arbustos presentaron tendencia hacia una curva en forma de J “invertida” (Anexo. 2) con diferencias en el número de individuos en las clases intermedias ($F1 > F3 > F2 > F4$) en los cuatro fragmentos. Este patrón sugiere diferentes procesos

de sucesión vegetal avanzada para F1–F3 y temprana para F2 a F4. Esto sustentó la menor proporción promedio de árboles para F1 y F3 pero de mayor DAP, en contraste con F2 y F4 que presentaron mayor número de árboles jóvenes.

De las diez variables estructurales (Tabla 2) sólo la temperatura y humedad presentaron diferencias significativas entre los fragmentos ($H=19$; $P < 0,0001$, $H=19$; $P < 0,0001$); respectivamente. La temperatura promedio fue mayor en F4 ($18,84^{\circ}\text{C}$), seguido de F3 ($17,36^{\circ}\text{C}$) y menor en F1 ($16,10^{\circ}\text{C}$), mientras la humedad relativa que obtuvo un valor promedio mayor en F1 (99,20 %) en comparación con F3 (79,49 %). Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales contuvieron el 82,5 % de la variación estructural, y sugiere que los fragmentos evaluados se diferencian en sus características ambientales y estructurales (Fig. 3). Por lo cual se estableció el grupo de variables que modularon la estructura de cada fragmento: F1 se caracterizó por mayor tamaño, cobertura de árboles, rango de incidencia lumínica, humedad y menor distribución de árboles jóvenes; en F4 predominó una mayor cobertura de arbustos, temperatura y apertura de dosel; F3 fue caracterizado por un menor número de árboles pero de mayor altura y DAP, junto con mayor presencia de herbáceas; y F2 presentó un mayor apertura de dosel, valores intermedios de cobertura de árboles y arbustos y tendencia hacia mayor temperatura y menor humedad.

Tabla 2. Variables estructurales, ambientales e índices de indicadores de estado para la conectividad para los cuatro fragmentos de bosque evaluados (F1–F4).

Variable (promedio)	Fragmento			
	F1	F2	F3	F4
Sotobosque–a(ind.)	65	39	39	47
Sotobosque–b (%)	38	46	66	70
Lux	880,40	179,20	80,75	100
Apertura dosel(%)	1,40	10,40	0,00	5,60
Árboles(ind.)	8,80	7,60	7,75	13,80
Altura arboles(m)	6,34	5,57	6,70	4,26
DAP(cm)	9,57	8,49	12,24	6,37
Hojarasca(%)	100	100	100	100
Temperatura(°C)	16,10	17,92	17,36	18,80
Humedad(%)	99,20	84,67	79,49	88,50
Índice forma	3,07	3,07	3,07	2,84
Índice de Contigüidad	0,97	0,97	0,97	0,90
Índice de proximidad	4,04	4,04	4,04	67,38

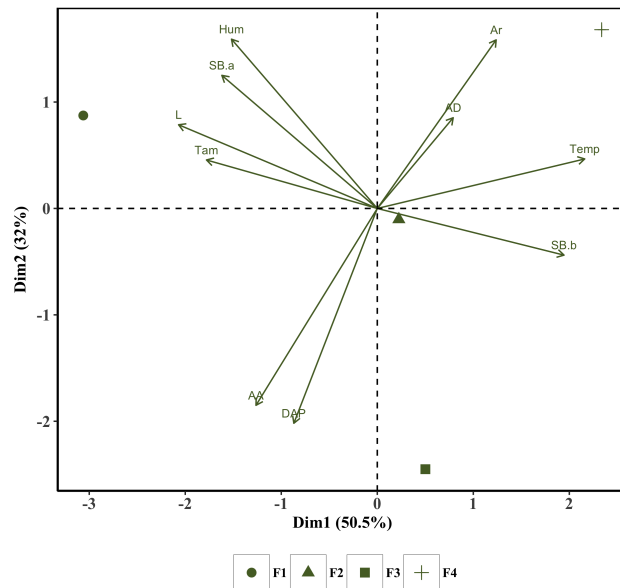


Figura 3. Análisis de componentes principales para las variables estructurales y ambientales de los cuatro fragmentos. A. Altura promedio árboles, AD. Apertura de dosel, SB-a. Cobertura sotobosque tipo a, Arb. Árboles, DAP. Diámetro árboles y árboles, SB-b. Cobertura sotobosque tipo b, Hum. Humedad relativa L. Lux (incidencia lumínica), Tem. Temperatura.

La correlación entre las variables estructurales y ambientales, y el tamaño de los fragmentos fue significativa y positiva para la humedad ($r=0,57$; $P=0,0082$), la incidencia lumínica ($r=0,62$; $P=0,0031$) y negativa para la temperatura ($r=-0,628$; $P=0,0029$); por otra parte, temperatura y humedad se correlacionaron negativamente ($r=-0,5375$; $P=0,014$). Los fragmentos F1 a F3 presentaron una forma más irregular y com-

pleja que F4; el índice conectividad presentó valores cercanos a uno para los cuatro fragmentos, F1, F2 y F3 registraron el mismo valor (0,97) lo que establece un alto grado de conectividad entre estos tres fragmentos y a escala del paisaje estos conforman un continuo en la matriz (Tabla 2). Este resultado se sustentó en el índice de proximidad, el cuál registró el mayor valor para F4 (67,38), este índice aumenta a medida que la matriz está cada vez más ocupada por fragmentos del mismo tipo, que para este estudio fue el conjunto de F1-F3 que presentó un índice de proximidad de 4,04.

Patrones de diversidad entre los fragmentos

La riqueza y abundancia presentó diferentes patrones entre los cuatro fragmentos. En F1 registró el mayor número de especies (13, de las cuales tres fueron exclusivas: *Pristimantis juanchoi*, *Pristimantis gracilis* y *Pristimantis aff. uranobates*); seguido de F2 y F4 ambos con ocho especies (F4 con tres especies restringidas a este fragmento: *Colostethus fraterdanieli*, *Nymphargus ignotus* y *Strabomantis ruizi*); por último F3 con cuatro especies (Tabla 1). Los estimadores de riqueza (Jackknife-1, Chao-1, Chao-2 y Bootstrap) determinaron una representatividad superior al 80,00 % y un número de especies no detectadas entre uno y dos para los cuatro fragmentos (Tabla 3). La prueba de rarefacción sustentó el patrón de variación de la riqueza entre los cuatro fragmentos; F1 registró el mayor y F3 el menor número de especies para el tamaño mínimo y máximo de muestra (10-39 trayectos); F4 presentó una tendencia al aumento de especies a medida que se incrementó el número de trayectos, sin embargo su rango máximo se estableció entre ocho y diez especies, el cual no superó a la riqueza observada en F1 (Fig. 4).

Tabla 3. Riqueza de anuros observada y esperada para los cuatro fragmentos (F1-F4) de bosque andino evaluados. *Obs:* Riqueza observada, *R(s):* Riqueza esperada, *Repr:* Representatividad (%) en cada estimador de riqueza.

	Obs	Jack-1		Chao-1		Bootstrap		Chao-2	
		R(s)	Repr.	R(s)	Repr.	R(s)	Repr.	R(s)	Repr.
F1	13	14,95	86,96	13,33	97,52	14	92,86	13,32	97,60
F2	8	9,93	80,56	8,99	88,89	8,77	91,22	8,96	89,28
F3	4	4,92	81,30	4	100	4,36	91,74	4	100
F4	8	9,8	81,63	8,5	94,12	8,94	89,49	8,3	96,38

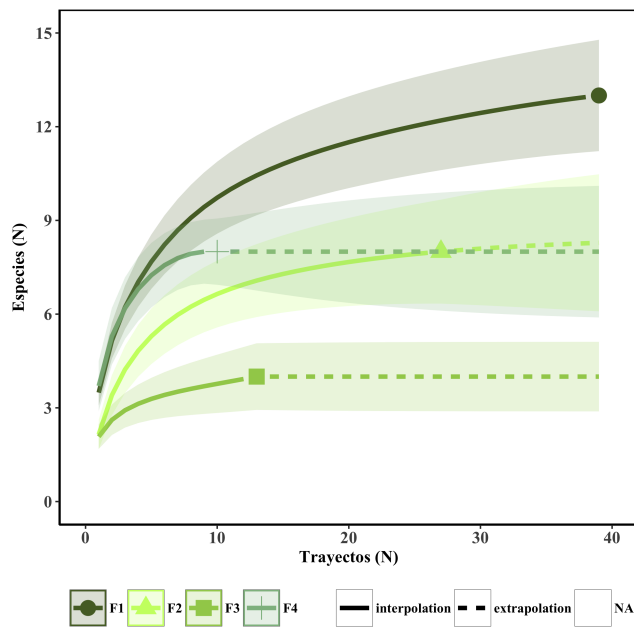


Figura 4. Curvas de rarefacción por interpolación y extrapolación de tamaño de la muestra, para la riqueza de anuros en cuatro fragmentos de bosque evaluados.

En términos de la abundancia por especie, se establecieron diferencias significativas entre fragmentos ($H=75,9$; $P=0,007294$); F1 presentó la mayor incidencia con el 29,90 % de los registros, seguido de F3 con el 25,45 %, F2 24,47 % y F4 20,16 % de los individuos respectivamente (Tabla 1).

A partir de las pendientes de las curvas de rango de abundancia, se determinó variabilidad en las distribuciones entre las especies dominantes, frecuentes y escasas entre los cuatro fragmentos. La distribución de las abundancias fue más equitativa en F1 y F4, con patrón de abundancia y ordenamiento de las especies en serie logarítmica, con pocas especies dominantes *Pristimantis palmeri* 41,86 % en F1 y *Pristimantis orpacobates* 64,83 % en F4 y entre tres y cuatro especies menos abundantes.

Por otra parte F3 presentó una pendiente mayor con una especie muy abundante (*Pristimantis palmeri*

89,69 %) y un comportamiento lineal hacia las especies comunes (*Pristimantis orpacobates* 7,65 %) y escasas (*Pristimantis erythropleura* 0,55 %) (Fig. 5).

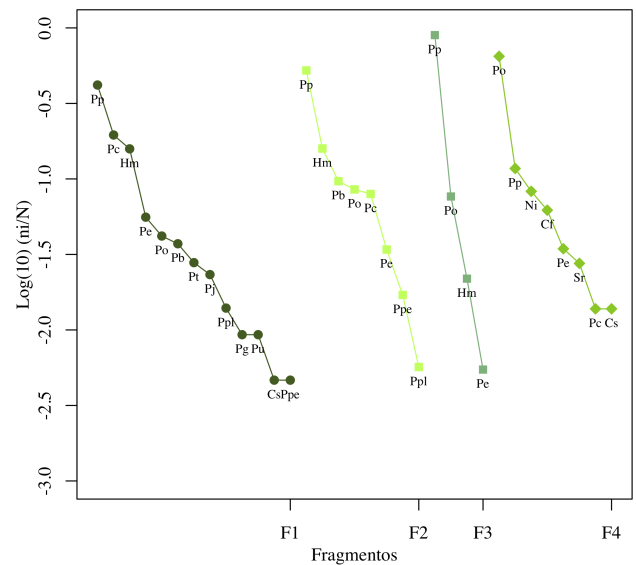


Figura 5. Curvas del rango de abundancia para las especies de anuros presentes en cada fragmento evaluado (F1-F4). Pp. *Pristimantis palmeri*, Pc. *Pristimantis calcaratus*, Hm. *Hypodactylus mantipus*, Pe. *Pristimantis erythropleura*, Po. *Pristimantis orpacobates*, Pb. *Pristimantis brevifrons*, Pt. *Pristimantis thectopternus*, Pj. *Pristimantis juanchoi*, Ppl. *Pristimantis platytilus*, Pg. *Pristimantis gracilis*, Pu. *Pristimantis aff. uranobates*, Cs. *Centrolene savagei*, Ppe. *Pristimantis permixtus*, Ni. *Nymphargus ignotus*.

A partir de los valores de complementariedad (promedio=59,97 %, rango 38,46 %-69,23 %) se determinó un mayor recambio de especies entre F1 y F3 (69,23 %), seguido de F1 y F4 (68,75 %), F2-F4 y F3-F4, registraron un valor similar 66,68 %, F2 y F3 50 %, mientras los fragmentos con mayor grado de

similitud de especies (menor complementariedad) fueron F1 y F2 con 38,46 %. El subconjunto de variables estructurales, con mayor contribución a los cambios en la composición de especies entre los fragmentos, fueron la cobertura sotobosque (b) (0,39), cobertura de árboles (0,26), temperatura (0,43) y tamaño de los fragmentos (0,35). Se estableció un grado de asociación positivo y significativo entre los valores del componente 1 (PC-1) para estas variables y la abundancia de especies ($R^2 = 0,9205$; $P = 0,026$), en contraste, para la riqueza la relación no fue significativa ($R^2 = 0,1629$; $P = 0,335$); el componente 2 (PC-2) no se relacionó significativamente con la abundancia o riqueza de anuros ($R^2 = 0,4766$; $P = 0,193$, $R^2 = 0,327$; $P = 0,343$).

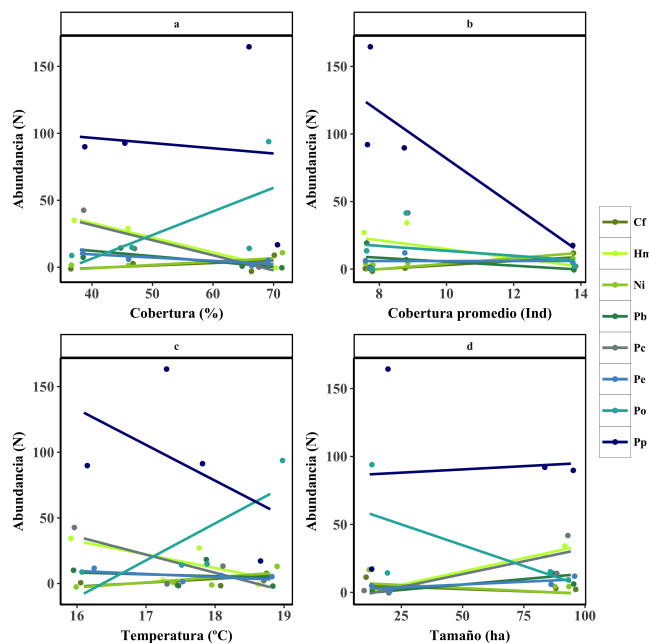


Figura 6. Asociación entre variables estructurales con máxima correlación, asociadas a la abundancia de especies con mayor índice de abundancia entre los fragmentos. a: Cobertura de sotobosque (b), (b): Cobertura de árboles, c: Temperatura, d: Tamaño; Cf: *Colostethus fraterdanieli*, Hm: *Hypodactylus mantipus*, Ni: *Nymphargus ignotus*, Pb: *Pristimantis brevifrons*, Pc: *Pristimantis calcaratus*, Pe: *Pristimantis erythropleura*, Po: *Pristimantis orpacobates* y Ps: *Pristimantis palmeri*

De acuerdo al efecto de cada una de estas variables, para las especies con mayor índice de abundancia, se determinó que un mayor tamaño del fragmento, una menor cobertura de herbáceas (sotobosque (b)) y una disminución gradual de la temperatura, favoreció la presencia de *Hypodactylus mantipus*, *Pristimantis calcaratus* y *Pristimantis brevifrons*. Por otra parte, para *Pristimantis orpacobates*, *Colostethus fraterdanieli* y

Nymphargus ignotus la abundancia se asoció a una mayor temperatura, menor tamaño de fragmento y cobertura de herbáceas (sotobosque-b). Finalmente, para *Pristimantis palmeri*, la especie de mayor abundancia en el área, el índice de abundancia fue determinado por un menor grado de cobertura de árboles y temperatura (Fig. 6).

DISCUSIÓN

Los cambios en la diversidad del ensamblaje de anuros (a nivel de riqueza, abundancia y composición) se relacionaron con los efectos sinérgicos de los factores como la temperatura y humedad, la estructura y el tamaño de los fragmentos. Lo cual sugiere, que las combinaciones de parámetros estructurales y ambientales del habitat, pueden generar respuestas diferenciales en las especies de anuros, en términos de su presencia y distribución; a escala local, aspectos de estructura, tamaño y forma de los fragmentos, pueden presentar diferentes interacciones con las dinámicas del ensamblaje.

El total de especies registradas representa el 69,57 % de los registros históricos en 40 años para la zona; sin embargo, Herrera (2007) y Méndez & Bolívar (2016), establecen una disminución en la riqueza de anuros para la localidad, con reportes de 23 especies en los últimos 20 años; esto sugiere que los cuatro fragmentos, presentan factores estructurales clave que favorecen la presencia de una proporción considerable de las especies registradas históricamente.

El número de especies para el área (diversidad gamma) se debe al efecto conjunto de los cuatro fragmentos, esto se evidencia porque el fragmento con mayor número de especies (F1) presentó un valor de representatividad de tan solo el 56,53 % de la diversidad gamma. Resultados similares que establecen que la diversidad alfa de anfibios no parece ser un determinante importante de la diversidad gamma, entre fragmentos de bosque, se han reportado para un bosque montano tropical en México (Pineda & Halffter 2004). Sin embargo, este resultado contrasta con los resultados en una selva en Madagascar, en la cual la representatividad de riqueza (81,00 %) de uno de los fragmentos evaluados es muy similar a la diversidad gamma de todo el paisaje (Vallan 2000). Esto sugiere que las diferencias en la contribución de cada fragmento en la composición del ensamblaje del área pueden relacionarse con la variación ambiental y estructural de los fragmentos, y refleja la capacidad de uso de diferentes combinaciones de factores abióticos y bióticos por las especies del ensamblaje de anuros (Schlaepfer & Gavin 2001).

A escala local y en paisajes fragmentados la correlación espacial (índice de contigüidad y proximidad) entre los sitios puede explicar las diferencias o similitud en términos de la composición de especies (Kattan & Murcia 2003). Considerando la proximidad y asumiendo que el tamaño en cada fragmento conforma un gradiente espacial, los fragmentos con mayor área, forma más irregular, y más conectados (F1 y F2) albergaron una mayor proporción de especies. Lo cual coincide parcialmente con los planteamientos de Almeida-Gomes *et al.* (2016), que establecen una correlación positiva entre el tamaño y la riqueza de especies de anuros y resaltan la importancia de áreas forestales continuas y grandes fragmentos de bosque para la persistencia de anfibios en paisajes transformados. Esta relación positiva ha sido determinada en diferentes trabajos (Vallan 2000, Bell & Donnelly 2006, Watling & Donnelly 2008, Cabrera-Guzmán & Reynoso 2012). Sin embargo, en este estudio el fragmento con menor proporción de área y una forma más compacta (F4), registró ocho especies de las cuales tres fueron exclusivas en esta unidad; adicionalmente F3, el cuál registró métricas de conectividad iguales a F1 y F2, registró la menor riqueza entre los cuatro fragmentos y no registró especies exclusivas. En algunos casos los cambios en la composición de especies no se relacionan de manera directa con el tamaño de los fragmentos, sino con la calidad y tipo de hábitat disponible, por lo tanto, las especies pueden encontrar suficiente hábitat y recursos incluso en fragmentos relativamente pequeños (Kattan & Naranjo 2008).

Las abundancias no se relacionaron linealmente con el tamaño y forma de los fragmentos. Se ha encontrado que la densidad de anfibios en fragmentos de selva está correlacionada negativamente con el tamaño del parche (Vallan 2000). Otros estudios no han establecido relación entre la abundancia total y el tamaño del área, incluso cuando la riqueza de especies puede estar asociada al tamaño de la zona (Dixo & Metzger, 2009, Guzmán & Reynoso 2012). A partir de las curvas de rango de abundancia para cada fragmento, se observó que fragmentos de diferentes tamaños y forma (F1, F2 y F4) presentaron especies abundantes, comunes y raras (ajustándose a una distribución Log-normal. Lo cual sugiere que las diferentes especies que hacen parte de la comunidad se especializan en diferentes elementos en el hábitat. Por el contrario F3, presentó una especie muy abundante y otras muy escasas con una distribución de serie geométrica, característica de comunidades con pocas especies, donde cada una de estas se apropia de un recurso limitante por derecho de prioridad (Méndez & Bolívar 2016).

El índice de complementariedad, con un promedio de 59,97 %, indica una amplia variación en la compo-

sición de las especies entre los fragmentos y puede asociarse a cambios en la estructura del paisaje. En F1 se presentó una tendencia de mayor riqueza y abundancia, presentó mayor cobertura de sotobosque (a), humedad, y un estado sucesional más avanzado; estos factores promueven un rango más amplio de micro-hábitats, recursos, y componentes que reducen la competencia entre las especies (Urbina-Cardona & Perez-Torres 2002). Estos factores favorecieron la presencia de *Pristimantis calcaratus*, *Pristimantis juanchoi* y *Prisitimantis gracilis*, pues se considera que estas especies presentan una alta especificidad de hábitat (García *et al.* 2007, Castro-Herrera & Bolívar, 2010). Por lo que altos niveles de humedad, cobertura cerrada del dosel y una compleja estructura vegetal, en la mayor parte de su área, son factores estructurales que favorecen la presencia de especies (Urbina-Cardona *et al.* 2006 y Guzmán & Reynoso 2012).

Factores estructurales como la cobertura de sotobosque (b), apertura de dosel y temperatura; aumentaron a medida que disminuyó el área de los fragmentos y se relacionan con procesos de sucesión vegetal temprana (Laurance 1997, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007). Estas características se asociaron a una reducción en la riqueza y abundancia en la mayoría de especies, exceptuando *Pristimantis orpacobates*, *Colostethus fraterdanieli*, *Nymphargus ignotus* y *Strabomantis ruizi*; especies exclusivas de F4 que se caracterizó por una mayor temperatura, apertura de dosel y cobertura de árboles jóvenes. La presencia de estas especies y su mayor abundancia en este fragmento, puede estar relacionada con un mayor rango de tolerancia a atributos menos favorables en términos de la estructura del hábitat; la combinación de factores ambientales como una menor humedad y mayor temperatura que favorece su presencia y con procesos de aislamiento que para este fragmento superan los 40 años (Malanson & Cramer 1999, Hillers *et al.* 2008).

En este estudio se han determinado las variaciones de la abundancia y riqueza de especies asociadas a características específicas de los fragmentos evaluados; sin embargo, un factor a considerar es la respuesta de las especies, ante cambios en la estructura del hábitat, la cual incluye factores de historia natural (Ewers & Didham 2006, Stork *et al.* 2009). Especies con mayores requerimientos de hábitat o con un alto grado de especialización, pueden ser más vulnerables a la fragmentación, consecuencia de su estrecha amplitud de nicho y el cambio en la abundancia puede estar asociada a la interacción con otras especies. *Pristimantis palmeri* es una especie que habita tanto en bosques primarios como secundarios y arbustos en áreas abiertas (Ramírez-Pinilla *et al.* 2004), mientras *Pristimantis orpacobates* presenta una alta especificidad al hábitat

(García *et al.* 2007, Castro-Herrera & Bolívar, 2010). Sin embargo, *Pristimantis palmeri* mostró una clara disminución en el número de individuos en F4; patrón inverso se presentó con *Pristimantis orpacobates* con menor incidencia en F1. Esto sugiere que estas especies posiblemente presentan requerimientos similares en la estructura del hábitat para su desarrollo y los patrones de distribución entre los fragmentos están modulados por esta interacción.

Fragmentos de bosque relativamente cercanos espacialmente presentan cambios en la composición del ensamblaje de anuros, que están modulados por factores estructurales puntuales del hábitat. El rango de variabilidad estructural entre los fragmentos puede beneficiar la presencia o abundancia de las especies, dependiendo de factores de historia natural.

Por lo tanto, la respuesta de los anuros ante diferentes estados de fragmentación, considerando la variabilidad a escala local del paisaje y los cambios en la distribución de las especies; permite considerar, varios parámetros de los fragmentos, más que el tamaño, como un solo elemento para la conservación de las especies; fragmentos pequeños, pueden sostener especies que no se registran en áreas de mayor área, las cuales pueden estar asociadas a características estructurales y ambientales específicas, considerar estos factores y su interacción con la variabilidad en la riqueza, composición y abundancia de los ensamblajes, permitirá la identificación de áreas estratégicas, que

contengan los hábitats característicos para las especies de anuros. La ausencia de un patrón generalizado entre la riqueza y abundancia de especies en relación al tamaño y forma de los fragmentos, resalta las características ecológicas específicas de las especies y sus interacciones con factores estructurales puntuales de cada fragmento; lo cual sugiere que la conservación de ensamblajes de anuros requiere de fragmentos con diversas características. Adicionalmente, la información aportada en esta investigación, puede brindar herramientas para la planificación de corredores ecológicos entre los fragmentos con mayor presencia y abundancia de especies; esto posibilitaría un mayor grado de conectividad espacial entre las diferentes poblaciones de anuros y posiblemente mitigar los procesos de disminución de especies a nivel regional.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Wilmar Bolívar García por su asesoría, apoyo y guía en esta investigación y durante mi formación como biólogo, al Dr. Oscar Murlillo García por su asesoría en la realización de este trabajo, a Eliana Barona, Natalia Ferro, Stephanie Valderrama, Angela González Diego Guillen y Jefferson Panche por su compañía en campo y sugerencias en la realización del manuscrito. A Ligia Guitierrez, Rogelio Gómez y Betty Cadena por facilitar el hospedaje durante las salidas de campo.

LITERATURA CITADA

- Almeida-Gomes, M., Vieira, M. V., Rocha, C. F. D., Metzger, J. P. and De Coster, G. (2016), "Patch size matters for amphibians in tropical fragmented landscapes". *Biological Conservation*, Vol. 195, pp. 89-96.
- Angulo A., Rueda-Almonacid J.V., Rodríguez-Mahecha J.V. and De La Marca E. (2006), *Técnicas de Inventario y Monitoreo para los Anfibios de la Región Tropical Andina. Conservación internacional, Serie de Manuales de Campo N°2*. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá-Colombia.
- Arana A.E. (2006), *Plan de Manejo Participativo Reserva Forestal de Bitaco. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca*, Dirección Técnica Ambiental Grupo de Biodiversidad. Valle del Cauca-Colombia.
- Arroyo-Rodríguez, V., Aguirre, A., Benítez-Malvido, J. and Mandujano, S. (2007), "Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico", *Biological Conservation*, Vol. 138 No1, pp. 198-206.
- Bell, K.E and Donnelly, M.A. (2006), "Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in Northeastern Costa Rica", *Biology Conservation*, Vol. 20, pp. 1750-1760.
- Cabrera-Guzmán, E. and Reynoso, V. H. (2012) "Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance", *Biodiversity and Conservation*, Vol. 21 No. 12, pp. 3243-3265.
- Cáceres-Andrade, S. and Urbina-Cardona, J. N. (2009), "Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, Departamento del Meta, Colombia", *Caldasia*, Vol. 31 No. 1, pp. 175-194.
- Carvajal-Cogollo, J. E. and Urbina-Cardona, N. (2015), "Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: reptile-microenvironment relationships", *Biodiversity and Conservation*, Vol. 24 No. 5, pp. 1109-1130.

- Castro-Herrera, F. and Bolívar-García, W. (2010), *Libro Rojo de los Anfibios del Valle del Cauca*, Feriva Impresores SA. Cali, Colombia.
- Colwell, R. K. and Coddington, J. A. (1994), "Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation" *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science*, Vol. 345, pp. 101-118.
- Colwell, R. K. (2013), "EstimateS: Statistical estimation of Species richness and shared species from samples (Software and User's Guide) version 9.1", disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS/>, (acceso Noviembre 2016).
- Cortés-Gómez, A. M., Castro-Herrera, F. and Urbina-Cardona, J. N. (2013), "Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest", *Tropical Conservation Science*, Vol. 6 No. 6, pp. 749-769.
- Crump, M.L. and Scott, N.J. (1994), "Visual Encounter Surveys", In: Heyer, R., Donnelly, M. A., Foster, M. and Mcdiarmid, R. (Eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 84-92.
- Cubides, P. I. and Urbina-Cardona, U. J. (2011), "Anthropogenic disturbance and edge effects on anuran assemblages inhabiting cloud forest fragments in Colombia", *Natureza a Conservacao*, Vol. 9 No.1, pp. 39-46.
- Cushman, S. A. (2006), "Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus", *Biological conservation*, Vol. 128 No. 2, pp. 231-240.
- Dixo, M., Metzger, J. P., Morgante, J. S. and Zamudio, K. R. (2009), "Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest", *Biological Conservation*, Vol. 142 No. 8, pp. 1560-1569.
- Duellman, W.E. and Trueb, L. (1994), *The biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Escobar, D. F., Cano, T., Orjuela, S. and V. E. Larraniaga., (2010), *Evaluación de la estructura y composición del bosque de la Reserva Forestal de Bitaco, ubicada en el municipio de Dagua, Valle del Cauca*. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca. Valle del Cauca-Colombia.
- Ewers, R.M. and Didham, R.K. (2006), "Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation", *Biological Reviews*, Vol. 81, pp. 117-142.
- Forman, R. T. (1995), *Land Mosaics: The ecology of landscapes and regions*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Funk, W.C., Blouin, M.S., Corn, P.S., Maxell, B.A., Pilliod, D.S., Amish, S. and Allendorf, F.W. (2005), "Population structure of Columbia spotted frogs (*Rana luteiventris*) is strongly affected by the landscape", *Molecular Ecology*, Vol. 14, pp. 483-496.
- García, J., Cárdenas, H. and Castro, F. (2007), "Relación entre la diversidad de anuros y los estados sucesionales de un bosque muy húmedo montano bajo del valle del cauca, suroccidente colombiano". *Caldasia*, Vol. 29 No. 2, pp. 363-374.
- Glor, R.E., Flecker A.S., Benard M.F. and Power, A.G. (2001), "Lizard diversity and agricultural disturbance in Caribbean forest landscape", *Biodiversity and Conservation*, Vol. 10, pp. 711-723.
- Gurrutxaga San Vicente, M. and Lozano Valencia, P. J. (2008), "Ecología del Paisaje. Un marco para el estudio integrado de la dinámica territorial y su incidencia en la vida silvestre", *Estudios geográficos*, Vol. 69 No. 265, pp. 519-543.
- Guzmán, C., and Reynoso, V. H. (2012), "Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance". *Biodiversity and Conservation*, Vol. 21 No.12, pp. 3243-3265.
- Harper, K.A., MacDonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S. And Esseen, P.A. (2005), "Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes", *Conservation Biology*, Vol.19 No.3, pp.768-782.
- Herrera-montes, A., Olaya, L.A. and Castro, F. (2004), "Incidencia de la perturbación antrópica en la diversidad, la riqueza y la distribución de Eleutherodactylus (anura: Leptodactylidae) en un bosque nublado del suroccidente colombiano", *Caldasia*, Vol. 26 No. 1, pp. 265-274.
- Herrera, M. I. (2007), *Análisis multitemporal de la riqueza de herepetofauna en un transecto de bosque de niebla (Chicoral-KM18-Bosque de San Antonio) en el departamento del Valle del Cauca, Suroccidente Colombiano*. Tesis de Pregrado, Universidad del Cauca, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación, Popayan Cauca.

- Hillers, A., Veith, M., and Rodel, M. O. (2008), "Effects of Forest Fragmentation and Habitat Degradation on West African LeafLitter Frogs". *Conservation Biology*, Vol. 22 No 3, pp. 762-772.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. and Chao, A. (2016), "iNEXT: interpolation and extrapolation for species diversity. R package version 2.0.12", disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw> (acceso 16 Noviembre 2016).
- Hutter C.R., Guayasamin J.M. and Wiens J.J. (2013), "Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns" *Ecology Letters*, Vol. 16, pp.1135–1144.
- Kattan, G. H. and Naranjo, L. G. (Eds.), (2008), *Regiones biodiversas: herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas*. WCS Colombia. Santiago de Cali-Colombia.
- Kattan, G. H. and Murcia, C. A. (2003). "Review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation", En: Bradshaw, G.A. and Marquet P. A. (Eds.), *How Landscapes Change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*, Springer Verlag, pp. 183-200.
- Kassambara, A. and Mundt, F. (2017), "factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses", disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>, (acceso Enero 2017).
- Laurance, W. F., Albernaz, A. K., Schroth, G., Fearnside, P. M., Bergen, S., Venticini, E. M. and Da Costa, C. (2002), "Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon", *Journal of biogeography*, Vol. 29, pp. 737-748.
- Lescano, J. N., Bellis, L. M., Hoyos, L. E., and Leynaud, G. C. (2015), "Amphibian assemblages in dry forests: Multi-scale variables explain variations in species richness", *Acta Oecologica*, Vol. 65, pp. 41-50.
- Malanson, G. P., and Cramer, B. E. (1999), "Landscape heterogeneity, connectivity, and critical landscapes for conservation", *Diversity and Distributions*, Vol. 5, pp. 27-39.
- Méndez-Narváez, J. and Bolívar-G, W. (2016), "Complementary Ecological Approaches to Understand Decreases in Frog Diversity in Altered Andean Ecosystems", *South American Journal of Herpetology*, Vol. 11 No. 1, pp.1-11.
- Oksanen, J., Guillaume, B. F., Ianchet, F. M., Roeland, K., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P., O'Hara, R., Simpson, G., Solymos, M., Stevens, H.H., Szoecs, E. and Wagner, H. (2011), "vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0.2", disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>, (acceso 16 Noviembre 2016).
- Patton, D. R. (1975), "A diversity index for quantifying habitat edge", *Wildlife Society Bulletin*, Vol.3 No. 4, pp. 171-173.
- Pineda, E., and Halffter, G. (2004), "Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico", *Biological conservation*, Vol. 117 No.5, pp. 499-508.
- Ramírez-Pinilla, M., Osorno-Muñoz, M., Vicente, R., Amézquita, A., and Ardila-Robayo, C. (2004), "The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2." disponible en: <https://iucnredlist.org>, (acceso 16 Diciembre 2016)
- Rangel, J. O. and Velásquez, A. (1997), "Métodos de estudio de la vegetación", En: Rangel, J. O., Lowy, P. and Aguilar, M. (Eds.), *Colombia diversidad biótica II: tipos de vegetación en Colombia*, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., pp. 59-87
- RichardsZawacki, C. L. (2009), "Effects of slope and riparian habitat connectivity on gene flow in an endangered Panamanian frog, *Atelopus varius*". *Diversity and Distributions*, Vol. 15 No. 5, pp. 796-806.
- RStudio Team (2015). "RStudio: Integrated development for R. RStudio, In Boston, MA version 0.99.903", disponible en :www.rstudio.com/ (acceso Septiembre 2015).
- Rueda-Almonacid J.V., Lynch J.D. and Amézquita A. (2004), *Libro Rojo de los Anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Conservación Internacional Colombiana, Instituto De Ciencias Naturales- Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá-Colombia.
- Salgado, A. and Tapia, C. (2009), *Plan de Manejo Parque Natural Regional Páramo del Duende*, (IAVH) Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia, pp. 12.
- Safner, T., Maud, C., Gaggiotti, O., Decout, S., Rioux, D., Zundel, S., and Manel, S. (2011), "Combining demography and genetic analysis to assess the population structure of an amphibian in a human-dominated landscape", *Conservation genetics*, Vol. 12 No. 1, pp. 161-173.
- Sheil, D. (2001), "Conservation and biodiversity monitoring in the tropics: realities, priorities and distractions", *Conservation Biology* Vol. 15 No. 4, pp. 1179-1182.

- Schlaepfer, M. A. and Gavin, T. A. (2001), "Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments", *Conservation Biology*, Vol. 15 No. 4, pp. 1079-1090.
- Schneider-Maunoury, L., Lefebvre, V., Ewers, R. M., Medina-Rangel, G. F., Peres, C. A., Somarriba, E., Urbina-Cardona, N. and Pfeifer, M. (2016), "Abundance signals of amphibians and reptiles indicate strong edge effects in Neotropical fragmented forest landscapes", *Biological Conservation*, Vol. 200, pp. 207-215.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B.E., Rodriguez, A.S.L., Fischman, D.L. and Waller, R.W. (2004), "Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide", *Science*, Vol. 306, pp.1783-1786.
- Stork, N. E., Coddington, J. A., Colwell, R. K., Chazdon, R. L., Dick, C. W., Peres, C. A., and Willis, K. (2009), "Vulnerability and resilience of tropical forest species to landuse change", *Conservation Biology*, Vol. 23 No.6, pp. 1438-1447.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. and Merriam, G. (1993), "Connectivity is a vital element of landscape structure", *Oikos*, Vol. 68, pp. 571-573.
- Thompson, M. E., Nowakowski, A. J., and Donnelly, M. A. (2015), "The importance of defining focal assemblages when evaluating amphibian and reptile responses to land use", *Conservation Biology*, Vol. 30 No. 2, pp. 249-258.
- Urbina-Cardona J.N. and Pérez-Torres J. (2002), "Dinámica y preferencias de microhábitat en dos especies del genero *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) de Bosque Andino", En: Jaramillo, C.A., Castaño-Urbe, C.A., Hincapié, F., Rodríguez, J.V. and Durán, L.C. (Eds.) *Memorias del Congreso Mundial de Páramos*, Gente Nueva, Bogotá, Colombia, pp. 278-288.
- Urbina-Cardona, J. N. and Londoño-Murcia, M. C. (2003), "Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano", *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Vol. 27 No. 102, pp. 105-113.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M. and Reynoso, V.H. (2006), "Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz", *Biological Conservation*, Vol. 132, pp. 61-75
- Urbina, G., Jenny, C., and Galeano, S. P. (2009), "Abundance, activity patterns and microhabitat of *Rhinella macrorrhina*, an endemic toad from the cloud forests of the Colombian Central Andes", *The Herpetological Journal*, Vol. 19 No. 1, pp. 35-40.
- Vallan, D. (2000), "Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar", *Biology Conservation*, Vol. 96, pp.31-43.
- Watling, J. I. and Donnelly, M. A. (2008), "Species richness and composition of amphibians and reptiles in a fragmented forest landscape in northeastern Bolivia", *Basic and Applied Ecology*, Vol. 9 No.5, pp. 523-532.
- Wake, D. B. (1991), "Declining Amphibian Populations", *Science*, Vol. 253, pp. 860- 873.

Anexo 1 Distribución de las clases de altura y diamétricas (DAP) en los cuatro fragmentos de bosque andino evaluados.(a-b) F1, (c-d) F2, (e-f) F3, (g-h) F4.

